

УДК 576.895.121 : 591.4

ЖЕЛЕЗА ХОБОТКА ЛИЧИНОК ТАENIA
CRASSICEPS (CESTODA: TAENIIDAE)

Г. П. Краснощеков, Л. Т. Плужников

Институт биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР, Магадан

Описана железа сколекса личинок *T. crassiceps*, локализующаяся в его основании позади присосок. Железа связана с тегументом хоботка и наиболее развита в период формирования хоботковых крючьев. Клетки железы представляют собой модифицированные цитоны тегумента.

В настоящее время не вызывает сомнения, что сколекс цестод является не только органом фиксации паразита в кишечнике окончательного хозяина, но и обладает секреторной активностью. Железистые элементы хоботка и их тонкое строение у высших цестод описаны в основном у представителей тениид (Smyth, 1964, 1969; Thompson e. a., 1979). Функциональная активность желез сколекса проявляется обычно с образования стробили (Smyth e. a., 1969; Thompson, Dumsmore, 1978). Только у *Multiceps endotheracicus* она выражена у личинок, но представлена в этом случае цитонами тегумента хоботка (Hulinska, Fedoseenko, 1977), которые, хотя и не организованы в самостоятельную структуру, могут по способу секреции рассматриваться как гомолог железы.

При изучении личинок *Taenia crassiceps* на разных стадиях развития мы выявили железистые элементы в основании сколекса, несколько отличающиеся от описанных у других тениид.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проведено на 120 личинках *T. crassiceps*, находившихся на разных этапах развития. Личинки получены от спонтанно зараженных серых полевок, отловленных летом 1979 г. на Чаунском стационаре ИБПС ДВНЦ АН СССР (Северо-Западная Чукотка).

Личинок исследовали на свето- и электронно-микроскопическом уровнях. Для световой микроскопии материал фиксировали в 20%-ном формалине, обезвоживали и заливали в парафин. Серийные срезы толщиной 6—7 мкм окрашивали гематоксилином по Гейденгайну с докраской эозином, ШИК-альциановым синим и паральдегид-фуксином (ПАФ) по Гомори-Габу с докраской азан по Гейденгайну.

Для электронной микроскопии было использовано 52 личинки разной степени зрелости. Личинок фиксировали в 6.5%-ном растворе глутаральдегида на фосфатном буфере с pH 7.2. После промывания в растворе сахара проводили двухчасовую постфиксацию в 2%-ном растворе OsO₄ на ацетат-вероналовом буфере по Колфилду. Материал обезвоживали в спиртах нарастающей концентрации и заливали в смесь эпон-аралдит. Срезы, полученные на ультратоме LKB, окрашивали уранилацетатом и контрастировали свинцом по Рейнольдсу. Просмотр материала проводили в электронном микроскопе УЭМБ-100 К при ускоряющем напряжении 75 кВ.

СОБСТВЕННЫЕ ДАННЫЕ

При изучении тонкого строения личинок *T. crassiceps* в основании сколекса были обнаружены секреторные элементы. Они впервые появляются на ранних стадиях сколексогенеза, а в период формирования хоботковых крючьев образуют мощную железу в виде чаши, располагающейся позади присосок по границе с каудальным пузырем (рис. 1). Края ее, истончаясь, охватывают задний и отчасти наружный край присоска. Железа хорошо выражена и на более поздних этапах развития, сохраняя ту же локализацию

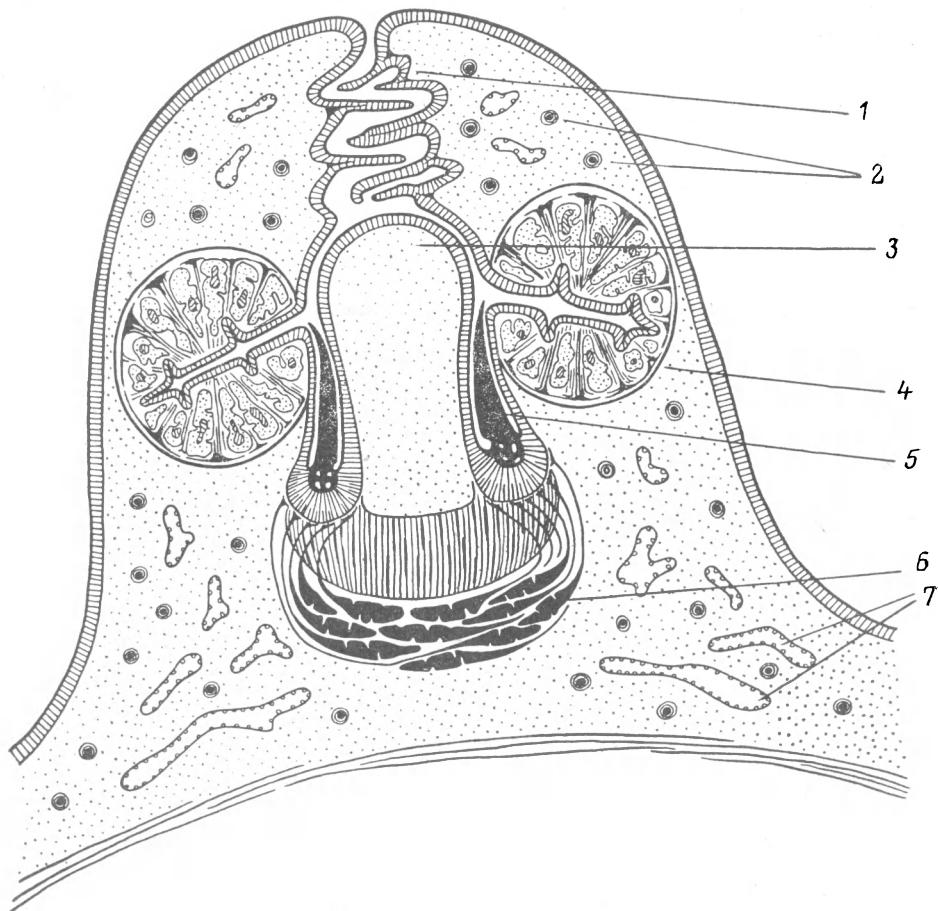


Рис. 1. Схематическое изображение сколекса зрелой личинки цестоды.

1 — инвагинационный канал; 2 — известковые тельца; 3 — хоботок; 4 — присоска; 5 — хоботковый крючок; 6 — железа, 7 — экскреторные протоки; 8 — каудальный пузырь.

цию и у зрелых цистицерков, однако толщина слоя железистых клеток уменьшается. На всем протяжении лярвогенеза железа не образует четко очерченной компактной структуры: в зоне ее локализации, помимо секреторных элементов, имеются паренхимные, мышечные и нервные клетки, а также их отростки; количество их, и прежде всего мышечных клеток и волокон, значительно увеличивается по мере созревания личинок. Секреторные клетки содержат базофильные, ПИК-положительные гранулы, не изменяющие свою реакцию при обработке диастазой и не содержащие Гомори-положительного материала.

Ультраструктура железистых клеток несколько отличается на разных стадиях лярвогенеза. У молодых личинок в период максимального развития железы они более крупные, имеют на срезе вытянутую форму с несколькими широкими цитоплазматическими отростками и узкими

глубокими инвагинатами, нередко проникающими до ядра. Цитоплазма в одних случаях представлена узким ободком вокруг ядра; в других — хорошо развита (рис. 2, 1, 2), что, по-видимому, отражает разную степень дифференцировки и секреторной активности клеток.

Ядра крупные, овальные, реже округлые, диаметром до 2—2.5 мкм, кариоплазма однородная, зернистая. Ядрышко размером 0.6 мкм располагается в центре или у оболочки ядра. Изредка в кариоплазме выявляются круглые электронноплотные гранулы, размером около 100 нм. Небольшое количество хроматина располагается тонким слоем у внутреннего листка ядерной оболочки. Ядерные поры не выявлены. Между наружной и внутренней мембранами ядерной оболочки четко прослеживается пространство шириной 35—40 нм. Снаружи ядерная оболочка покрыта рибосомами (рис. 2, 1).

В цитоплазме имеется значительное количество рибосом. Гранулярная эндоплазматическая сеть (ГЭС) развита слабо. Имеются единичные микротрубочки и каналцы гладкой эндоплазматической сети. Комплекс Гольджи (КГ) выявляется не всегда в виде группы небольших округлых цистерн разной величины (рис. 2, 2, а). Митохондрии единичные, величина и форма их варьирует, но преобладают округлые, диаметром до 1.5 мкм с радиальными и изогнутыми кристами. Матрикс светлый, часто содержит везикулы и крупные пустотелые вакуоли (рис. 2, 3). Нередки деструктивные изменения в виде локального разрушения наружной оболочки с выходом зернистого матрикса в цитоплазму, распадом крист и образованием осмиофильных ламеллярных структур (рис. 2, 4).

Перикарионы и цитоплазматические отростки заполнены включениями, среди которых преобладают палочковидные тельца. Размер и форма их значительно варьируют, но наиболее типичны удлиненные с закругленными концами. Эти тельца имеют зернистое содержимое, располагающееся в них с различной плотностью. Одни из них умеренной плотности и лишены наружной мембранны, другие — с более плотным расположением зернистого содержимого, как правило, имеют наружную мембрану (рис. 3, 1). Размер телец с рыхлым содержимым 350×170 нм, с плотным — 280×120 нм. Оба вида телец встречаются одновременно в одной клетке, но в цитоплазматических отростках преобладают плотные тельца с хорошо выраженной оболочкой.

Кроме того, в цитоплазме железистых клеток имеются сферические, диаметром до 300 нм электронноплотные гранулы с четкой оболочкой (рис. 3, 1). Размер центрального осмиофильного содержимого гранулы около 100 нм, гранулы располагаются небольшими группами и нередко в зоне КГ (рис. 2, 2а).

Характерными включениями для железистых клеток являются также крупные вакуоли, достигающие в поперечнике 2.5—3 мкм. В полости их содержатся электронноплотные тельца, сходные с центральным содержимым гранул (рис. 2, 3а), нередко сливающиеся между собой с образованием крупных конгломератов. Стенка вакуолей местами не прослеживается. Часто непосредственно к ней прилегают митохондрии с признаками деструкции, полость которых при нарушении целостности наружных мембран сообщается с полостью вакуолей. В отдельных случаях такие вакуоли возникают на месте гипертрофированных митохондрий (рис. 2, 4). Отмечается выход электронноплотного содержимого вышеописанных гранул в полость вакуолей (рис. 2, 3а). Аналогичного вида вакуоли с включением электронноплотного вещества выявляются также в цитонах тегумента вблизи хоботковых крючьев и в самом тегументе вокруг крючьев (рис. 3, 2).

Дистальные части отростков железистых клеток истончены, цитоплазма их более светлая с небольшим количеством рибосом и единичными митохондриями. В них, кроме того, содержатся продольно ориентированные микротрубочки, а также все виды секреторного продукта, встречающегося в перикарионах и начальных отделах отростков. Большое количество

подобных отростков сконцентрировано между инвагинатами тегумента вокруг основания хоботковых крючьев. Последний имеет своеобразную организацию, отличающую его от тегумента других отделов личинки. Во-первых, тегумент этой части личинки значительно толще, а во-вторых, имеет многочисленные, иногда открывающиеся на поверхности тегумента полости с ламеллярным и осмиофильным материалом. Электронноплотные тельца в таких отростках и тегументе сходны с палочковидными тельцами секреторных клеток. Размеры их также близки: 250×110 нм в отростках и несколько меньше в тегументе (рис. 3, 3).

Структура железистых клеток зрелых цистицерков существенно меняется: они становятся относительно малоочисленными, в зоне железы начинают преобладать мышечные, паренхимные и нервные элементы. Размеры клеток уменьшаются. Ядрышко увеличивается и уплотняется, появляются крупные глыбки хроматина по периферии ядра. КГ хорошо развит, состоит из уплощенных, параллельно расположенных цистерн и единичных мелких везикул. Митохондрии большей частью крупные, с дегенеративными изменениями, хотя встречаются и мелкие формы с немногими радиальными кристами. Цитоплазматические отростки истощены, с локальными расширениями; содержание палочковидных телец в них, как и в периарионах, небольшое по сравнению с ранее описанной стадией. Различия в величине и плотности телец менее выражены (рис. 3, 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Структурные элементы в сколексе личинок *T. crassiceps* не образуют анатомически целостной железы, а заключены между паренхимными и мышечными элементами, занимая при инвагинированном состоянии сколекса обширную зону позади присосок. Наиболее выраженная секреторная активность их отмечается на стадии формирования хоботковых крючьев; в этот период в клетках железы выявляется наибольшее количество секреторного материала. У зрелых личинок в периарионах железистых клеток количество последнего заметно снижается, хотя в отростках клеток и в тегументе основания хоботковых крючьев наблюдается его увеличение.

В железистых клетках отмечено три типа оформления секреторного продукта: тельца, форма которых варьирует от овальной до палочковидной, гранулы и единичные крупные вакуоли с массивными скоплениями электронноплотного вещества. Все эти различные по структуре разновидности секреторного материала образованы нейтральными, отличными от гликогена, мукополисахаридами, что свидетельствует о сходстве их биохимической природы.

Полученные морфологические данные позволяют представить пути формирования секреторных включений. Гранулы первоначально выявляются в зоне элементов КГ и образуются, по-видимому, путем конденсации содержимого, поступающего в последние из каналцев ГЭС.

Палочковидные тельца сходны с таковыми, наблюдающимися в цитонах и поверхностном синцитии как исследованных личинок *T. crassiceps*, так и других плоских червей (Краснощеков, 1979). Общими для них, помимо формы, являются зернистая структура центрального матрикса, наличие наружной мембранны. Размеры палочковидных телец железистых клеток, цитонов и поверхностного синцития тегумента близки, хотя и не совпадают полностью, что можно объяснить уменьшением их в поверхностных отделах тегумента за счет дегидратации и конденсации содержимого. Общепринято, что такие тельца формируются в зоне КГ (Burton, 1966; Grammeltvedt, 1973, и др.), однако доказательств подобного образования их в железистых клетках мы не наблюдали. Наиболее светлые и рыхлые тельца не имеют хорошо выраженной мембранны и выглядят как результат конденсации цитоплазмы. По мере уплотнения телец

мембрана их выявляется все более отчетливо, отделяясь от центрального матрикса электронносветлым пространством.

Начальным этапом формирования вакуолей является, по-видимому, деструкция матрикса и крист митохондрий и трансформация их в электронноплотное вещество. Наружная их оболочка первоначально сохраняется, но позднее также подвергается разрушению. Величина вакуолей при этом увеличивается, а контуры их становятся нечеткими. Накопление электронноплотного вещества в вакуолях идет за счет выделения в них электронноплотного содержимого гранул, а также (но в меньшей степени) палочковидных телец. Накапливающееся электронноплотное вещество образует крупные конгломераты осмиофильного материала, который затем может трансформироваться в ламеллярные и псевдомиелиновые структуры.

Все выявленные типы секреторных формирований обнаруживаются также в цитоплазматических отростках железистых клеток и в тегументе в местах размещения хоботковых крючьев. Это позволяет расценивать клетки железы как модифицированные цитоны, что подтверждает мнение других авторов об их генезе (Hulinska, Fedoseenko, 1977; Thompson e. a., 1979). Обнаружение секрета в области основания крючьев и наиболее интенсивная активность железистых элементов в период их формирования свидетельствует о связи хоботковой железы с образованием хоботковых крючьев, рост которых, по крайней мере у некоторых тениид, продолжается и в дефинитивном хозяине (Rausch, 1953).

Описываемая железа отличается от аналогичных образований, выявленных у *Echinococcus granulosus* и *Multiceps endothoracicus*, двумя особенностями. Во-первых, в ядрах клеток рассматриваемой нами железы отсутствуют морфологические проявления образования секрета и выделения его в цитоплазму, хотя, по литературным данным (Smyth e. a., 1969; Hulinska, Fedoseenko, 1977; Thompson e. a., 1979), это, по-видимому, характерно для железистых клеток тениид. Во-вторых, локализация железы у *T. crassiceps* отличается от таковой *E. granulosus*. У последних она располагается в хоботке спереди от ложа хоботковых крючьев, в то время как в нашем случае — позади него, в основании хоботка. В этом отношении описанная железа сходна с железистыми образованиями, наблюдавшимися нами у диплодидных личинок *Paricterotaenia porosa* и *Platiscolex ciliata*. Следует отметить, что у последнего она развита хорошо, несмотря на отсутствие у него хоботковых крючьев; это свидетельствует о том, что функция железистых образований сколекса более многообразна, а не ограничивается формированием крючьев. Имеются указания (Jha, Smyth, 1971; Thompson e. a., 1979), что секрет желез хоботка циклофиллид способствует внедрению и закреплению паразита, инактивирует пищеварительные энзимы, подавляет иммунные реакции хозяина, участвует в регуляции роста и дифференцировке ленточных форм и т. п. Все эти предположения в настоящее время имеют в основном умозрительный характер и не подтверждены фактическим материалом.

Несомненно, что секрет железы обеспечивает своеобразие функционирования и обновления гипертрофированного тегумента хоботка. Для конкретизации функционального значения хоботковых желез необходимо дальнейшее их изучение у представителей разных систематических групп цестод, особенностей их организации и секреторной активности в онтогенезе, а также в эксперименте при контролируемых изменениях экологических факторов.

Л и т е р а т у р а

Краснощеков Г. П. Морфология покровных тканей плоских червей. — В кн.: Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М., Наука, 1979, с. 93—115.
Burton P. R. The ultrastructure of the integument of the flame cell in fish tapeworm (*Diphyllobothrium latum*). — Z. Zellforsch., 1966, vol. 70, p. 169—179.
Hulinska D., Fedoseenko V. M. Studies on the fine structure of the rostellar hooks of *Multiceps endothoracicus* during the ultimate phase of their formation. — Folia Parasitologica (Praha), 1977, vol. 24, N 4, p. 347—351.

G r a m m e l t v e d t A. F. Differentiation of the tegument and associated structures in *Diphyllobothrium dendriticum* Nitsh (1824) (Cestoda; Pseudophyllidea). — Intern. J. Parasitol., 1973, vol. 3, N 3, p. 321—327.

J h a R. K., S m y t h J. D. Ultrastructure of the rostellar tegument of *Echinococcus granulosus* with special reference to biogenesis of mitochondria. — Int. J. Parasitol., 1971, vol. 1, N 2, p. 169—177.

R a u s c h R. L. The taxonomic value and variability of certain structures in the cestode genus *Echinococcus* (Rud., 1801) and a review of the recognised species. — In: Thapar Commemoration Volume, Lucknow, 1953, p. 233—246.

S m y t h J. D. Observations on the scolex of *Echinococcus granulosus* with special reference to the occurrence and cytochemistry of secretory cells in the rostellum. — Parasitology, 1964, vol. 54, p. 515—526.

S m y t h J. D. The physiology of cestodes. Edinburgh, Oliver and Boyd, 1969. 279 p.

S m y t h J. D., G e m m e l M., S m y t h M. M. Establishment of *Echinococcus granulosus* in the intestine of normal and vaccinated dogs. — Indian Journal of Helminthology, 1969, p. 167—178.

T h o m p s o n R. C. A., D u m s m o r e J. D. Preliminary observations on the secretory activity of the rostellum of adult *Echinococcus granulosus* in situ. — In: Proceedings of the Australian Soc. Parasitology, Canberra, 1978, p. 41.

T h o m p s o n R. C. A., D u m s m o r e J. D., A l i s o n R. H. *Echinococcus granulosus*: secretory activity of the rostellum of the adult cestode in situ on the dog. — Exper. Parasitol., 1979, vol. 48, N 1, p. 144—163.

ROSTELLAR GLAND OF TAENIA CRASSICEPS LARVAE (CESTODA:
TAENIIDAE)

G. P. Krasnoshchekov, L. T. Pluzhnikov

S U M M A R Y

There are glandular elements of syntitial structure in parenchyma of scolex base of *T. crassiceps* larvae. They are located behind the suckers at the invaginated state of scolex. Perikaryons of gland contain dense rod-shaped, spheric granules and great accumulations of electron-dense substance in vacuoles. The same types of secretory product are found in the rostellar tegument. The glandular elements are mostly developed in the period of the formation of rostellar hooks, but they are well expressed too in mature larvae thus providing morphofunctional specialization of rostellar tegument.

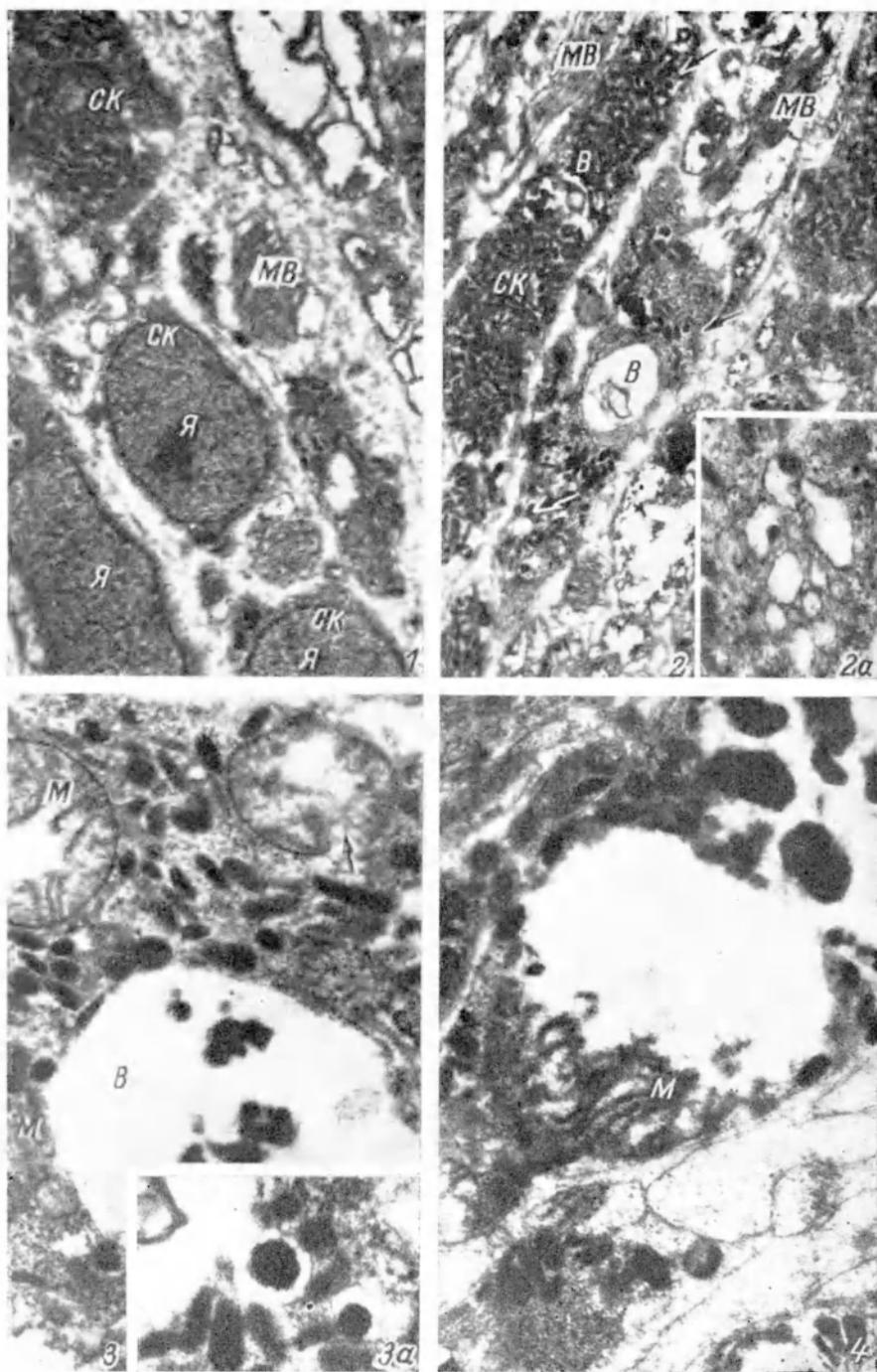


Рис. 2.

1 — секреторные клетки личинки на стадии раннего сколексогенеза. Ув. 12 000; 2 — отростки секреторных клеток, заполненные палочковидными тельцами, вакуолями и немногочисленными гранулами (стрелки). Ув. 10 000; 2а — комплекс Гольджи с осмифильным материалом в его элементах. Ув. 18 000; 3 — фрагмент секреторной клетки с вакуолями и митохондриями, в которых наблюдается вакуолизация матрикса и нарушение целостности наружной мембраны (стрелка). Ув. 18 000; 3а — выход содержимого секреторных гранул в вакуоль. Ув. 33 000; 4 — распад митохондрий, слияние образующейся полости с вакуолью. Ув. 18 000. В — вакуоль, ГГ — комплекс Гольджи, М — митохондрии, MB — мышечные волокна, СК — секреторные клетки, Я — ядро.

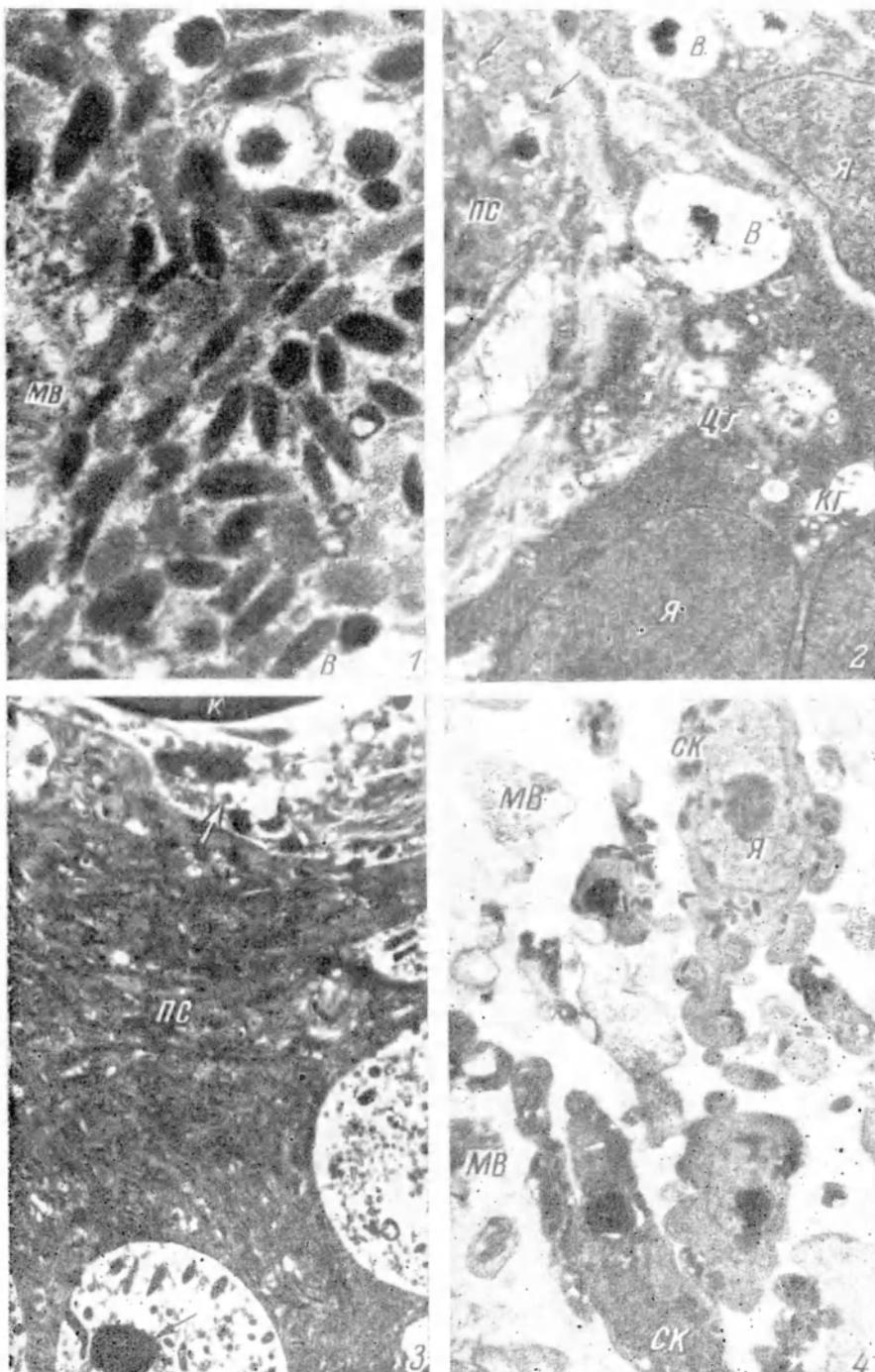


Рис. 3.

1 — палочковидные тельца и секреторные гранулы. Ув. 33 000; 2 — группа цитонов тегумента в участке перехода последнего со сколекса на хоботок. Секреторные вакуоли в цитоплазме цитона и поверхного синцития. Секреторные гранулы в поверхностном синцитии тегумента (стрелка). Ув. 10 000; 3 — поверхностный синцитий тегумента в основании хоботковых крючьев и электронно-плотный материал в инвагинатах тегумента (стрелка). Ув. 12 000. 4 — секреторные клетки зрелых личинок. Ув. 10 000. К — хоботковые крючья, ПС — поверхностный синцитий. ЦТ — цитон тегумента.